

L'encéphale de *Triturus helveticus helveticus*
(Razoumowsky, 1789) (Amphibia, Caudata, Salamandridae).
Étude préalable à des recherches quantitatives

par Michel THIREAU *

Résumé. — Cette étude est réalisée sur 78 individus de *Triturus helveticus helveticus* (Raz.) prélevés dans l'eau, de mai 1969 à août 1972, dans 7 localités différentes. Diverses données pondérales (somatique Ps, encéphalique Pc) et métriques (longueurs museau-cloaque *a*, de la queue *b* et totale *c*) ont été analysées statistiquement. L'étude de la variabilité de ces mesures est suivie du calcul du coefficient d'allométrie de la relation Pe/Ps ; sa valeur exprimée par l'axe majeur réduit est de 0,561, et diffère de ce qui a été trouvé récemment chez d'autres Salamandridés. La variabilité intrinsèque du poids encéphalique est de l'ordre de 14 % de sa valeur moyenne. Les caractéristiques pondérales de l'adulte du Triton palmé ont été déterminées en vue d'études interspécifiques : Ps = 10,07 dg et Pe = 7,98 mg. Parmi les grandeurs métriques, c'est la longueur totale *c* qui doit être retenue comme grandeur de référence à la place du poids somatique Ps mais l'usage de celui-ci reste bien préférable dans les conditions normales.

Abstract. — This study is based on 78 individuals of *Triturus helveticus helveticus* (Raz.) collected from water, from May 1969 to August 1972, from 7 different localities. Divers weight data (somatic Ps, encephalic Pe) and metric (snout-vent *a*, tail *b* and total *c* lengths) were statistically analyzed. The study of the variability of these measures is followed by a calculation of the coefficient of allometry of the Pe/Ps function ; its value, expressed by the reduced major axis, is 0.561, it differs from what had been recently found in other Salamandridae. The intrinsic variability of the encephalic weight is of the order of 14 % of its mean value. The weight characteristics of the adult palmated Triton were determined for interspecific studies : Ps = 10.07 dg and Pe = 7.98 mg. Among the metric data, it is the total length *c* which must be retained as standard reference in lieu of the somatic weight Ps, but the usage of the latter remains more preferable in normal conditions.

INTRODUCTION

Ce travail sur *Triturus helveticus helveticus* (Raz.) poursuit dans son ensemble les mêmes buts d'analyse préalable à des recherches de neuroanatomie quantitative que les études faites précédemment sur *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber (THIREAU, BAUCHOT, PLATEL et RIDET, 1973) et *Euproctus asper* Dug. (THIREAU, 1973). Les méthodes d'étude ne seront pas reprises, elles sont déjà exposées dans l'article sur la Salamandre. Au cours de l'étude de l'Euproctete des Pyrénées, nous avons en particulier souligné l'importance qu'il y avait à considérer séparément des individus de provenance différente. Nous nous

1. Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons), Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, et Laboratoire de Neuroanatomie comparée, Université Paris VII, 2, place Jussieu, 75005 Paris.

sommes alors demandé si pour une même sous-espèce, *Triturus helveticus helveticus* (Raz.), la variabilité intrasubspécifique n'est pas importante dans la mesure où nous considérons des lots d'animaux de provenance différente. C'est à cette question que nous tenterons de répondre à travers l'étude de diverses grandeurs quantitatives et de leurs liaisons.

MATÉRIEL ET MESURES

Triturus helveticus helveticus (Raz.), le Triton palmé, a été récolté dans diverses localités (fig. 1) : environs de Saint-Aignan (Loir-et-Cher), mars 1972, 41 individus (n^{os} 1 à 41) ; forêt de Fontainebleau (Seine-et-Marne), mars 1971, 8 individus (n^{os} 50 à 57) et mai 1972,

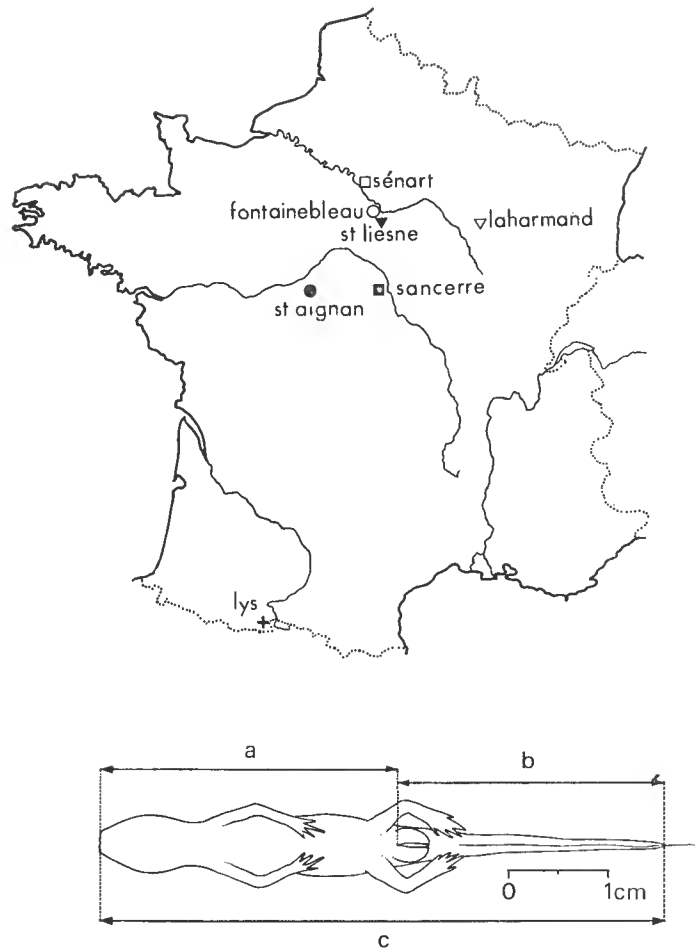


FIG. 1. — Localités des récoltes de *Triturus helveticus helveticus* (Raz.).
 FIG. 2. — Vue ventrale de *Triturus helveticus helveticus* (Raz.) avec indication des mesures effectuées. a, longueur museau-cloaque ; b, longueur de la queue ; c, longueur totale. (L'individu représenté est un mâle, le filament caudal n'est pas compris dans la longueur de la queue.)

7 individus (n^{os} 64 à 70) ; forêt de Sénart (Essonne), mai 1969, 8 individus (n^{os} 42 à 49) ; environs de Laharmand (Haute-Marne), avril 1972, 6 individus (n^{os} 58 à 63) ; environs de Sancerre (Cher), juin 1972, 3 individus (n^{os} 71 à 73) ; environs de Saint-Liesnc (Seine-et-Marne), juin 1972, 4 individus (n^{os} 74 à 77) ; lac des Lys (Hautes-Pyrénées), août 1972, 1 individu (n^o 78).

Les échantillons ont été prélevés au hasard, dans des pièces d'eau habitées par des populations naturelles, sur une période allant de mars à août au cours des années 1969, 1971 et 1972. Tous les animaux capturés sont adultes, les jeunes restant à terre jusqu'à la maturité sexuelle. Nous avons dénombré 32 mâles et 46 femelles ; la sex-ratio est en faveur de celles-ci, à l'inverse de ce qui existe chez la Salamandre.

Le poids somatique des femelles a été diminué du poids des ovocytes, en donnant un poids corrigé, seul retenu avec le poids brut des mâles. La mesure du poids somatique se fait au centigramme près, soit avec une précision d'environ 1 %.

La figure 2 indique les diverses longueurs relevées sur chaque animal anesthésié, placé sur une feuille de papier millimétré. Les longueurs *a* (museau-cloaque), *b* (de la queue) et *c* (totale) sont mesurées au millimètre près, soit avec une précision de l'ordre de 3 % sur *a* et deux fois plus forte sur *c*. La longueur de la queue *b* a été déduite par calcul (n^{os} 1 à 50) ; sa précision est alors plus faible que pour les individus 51 à 78 pour lesquels *b* a été effectivement mesuré.

L'encéphale du Triton palmé subit un protocole de préparation particulier (THIREAU, BAUCHOT, PLATEL et RIDET, 1973). Son poids est obtenu au dix millième de gramme près, soit avec une précision de l'ordre de 1 %.

Les diverses données numériques pondérales (somatique Ps, encéphalique Pe) et métriques (*a*, *b* et *c*) ont été rassemblées dans le tableau I. En raison de la petite taille du Triton palmé, leur précision n'est pas aussi bonne que chez la Salamandre et l'Euprocte.

La morphologie externe de l'encéphale du Triton palmé diffère peu de celle de la Salamandre (THIREAU, BAUCHOT, PLATEL et RIDET, 1973) ou de l'Euprocte (THIREAU, 1973) pour lesquels nous avons donné une illustration. L'encéphale des Salamandridés présente, semble-t-il, une forte similitude, du moins en morphologie externe.

TABLEAU I. — Ensemble des données numériques de *Triturus helveticus helveticus* (Raz.).

N ^{os}	Sexes	Ps	Pe	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
01	F	10,0	7,3	35,0	37,0	72
02	M	11,5	9,7	33,0	36,0	69
03	F	8,5	7,0	32,0	31,0	63
04	F	12,5	8,0	35,0	34,0	69
05	M	10,5	8,1	33,0	30,0	63
06	F	10,0	6,6	34,0	32,0	66
07	F	7,5	6,7	31,0	32,0	63
08	F	6,5	5,9	30,5	28,5	59
09	M	8,5	8,7	27,5	27,5	55
10	M	5,0	6,7	25,0	26,0	51

Nos	Sexes	Ps	Pe	a	b	c
11	M	11,5	8,6	31,0	37,0	68
12	F	5,6	5,2	29,0	28,0	57
13	F	9,0	9,7	33,0	33,0	66
14	F	7,5	8,1	29,0	33,0	62
15	F	9,4	6,8	32,0	34,0	66
16	M	9,5	10,0	32,0	29,0	61
17	F	8,0	6,7	32,0	31,0	63
18	M	5,5	6,4	26,0	22,0	48
19	F	5,2	6,6	27,0	24,0	51
20	F	6,6	8,8	30,0	28,0	58
21	F	13,2	8,9	34,0	33,0	67
22	M	6,0	5,9	26,0	27,0	53
23	M	7,5	8,5	30,0	30,0	60
24	F	9,3	8,6	33,0	34,0	67
25	F	7,7	8,8	32,0	31,0	63
26	M	5,0	5,8	25,0	28,0	53
27	F	5,7	5,8	27,0	26,0	53
28	F	6,05	6,6	28,0	28,0	56
29	F	6,75	6,2	29,0	32,0	61
30	F	8,7	7,2	34,0	29,0	63
31	M	6,25	6,9	26,0	28,0	54
32	F	7,0	6,7	30,0	31,0	61
33	F	8,3	8,8	31,0	30,0	61
34	F	11,8	8,8	34,0	33,0	67
35	F	5,0	4,8	28,0	29,0	57
36	F	7,0	6,4	29,0	28,0	57
37	M	8,0	7,2	28,0	26,0	54
38	F	7,0	6,8	28,0	29,0	57
39	F	6,5	6,9	30,0	29,0	59
40	M	8,0	7,2	29	26	55
41	M	6,25	6,2	25	27	52
42	M	7,0	6,2	26	30	56
43	M	9,0	6,7	33	32	55
44	F	13,5	7,5	38	35	73
45	M	9,0	6,2	31	34	65
46	M	10,0	6,1	32	33	65
47	M	6,0	5,8	27	28	55
48	M	8,0	5,7	30	33	63
49	M	10,0	5,5	31	35	66
50	F	16,4	9,2	37	40	77
51	M	11,0	8,5	31	36	67
52	F	15,1	9,6	37	37	74
53	M	12,3	9,2	35	37	72
54	M	13,3	9,8	32	37	69
55	M	13,9	10,6	32	37	69
56	F	15,3	8,0	37	37	74
57	M	14,1	10,4	34	41	75

Nos	Sexes	Ps	Pe	a	b	c
58	F	14,6	7,6	35	39	73
59	F	14,8	8,0	37	37	73
60	F	16,1	10,0	41	43	82
61	F	18,6	10,7	41	38	77
62	F	16,1	11,4	41	40	80
63	F	14,8	10,0	38	39	75
64	M	8,2	7,0	29	30	58
65	F	9,4	9,2	36	35	70
66	F	9,8	8,8	36	35	69
67	M	8,9	7,8	33	30	62
68	F	10,7	8,6	37	36	72
69	F	8,4	8,7	32	32	64
70	F	9,8	8,8	35	33	67
71	M	13,3	8,0	33	31	64
72	M	12,3	8,4	31	32	63
73	F	9,9	6,6	31	30	61
74	F	21,5	12,0	41	43	84
75	F	18,2	9,0	38	40	78
76	M	15,2	7,8	34	37	71
77	M	13,2	9,4	33	30	63
78	F	12,7	9,6	35	35	70

Nos : numéros d'inventaire ; M : mâle ; F : femelle ; Ps : poids somatique (dg) ; Pe : poids encéphalique (mg) ; a : longueur museau-cloaque (mm) ; b : longueur de la queue (mm) ; c : longueur totale (mm).

ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ PONDÉRALE ET MÉTRIQUE

La comparaison des diverses erreurs standard pour cent (tabl. 11) montre que la variabilité pondérale est plus forte que la variabilité métrique ; toutefois celle du poids encéphalique est inférieure à celle du poids somatique. La variabilité de la racine cubique du poids somatique est du même ordre que celles des valeurs métriques. La variabilité des grandeurs métriques est voisine pour les longueurs museau-cloaque *a* et totale *c* ; elle est un peu plus élevée pour la longueur de la queue *b*.

Ces résultats concordent dans l'ensemble avec ceux qui sont fournis par l'étude de la Salamandre (THIREAU, BAUCHOT, PLATEL et RIDET, 1973) et de l'Euprocte (THIREAU, 1973). Bien que nous ayons étudié des Tritons palmés provenant de diverses localités (fig. 1), l'étude de la variabilité de ces grandeurs pondérales et métriques ne donne pas des valeurs considérablement élevées. L'aire de répartition de *Triturus helveticus helveticus* (Raz.) est assez vaste (Grande-Bretagne, France et nord de l'Espagne), nos récoltes ne sont pas marginales, aussi n'est-il guère surprenant d'obtenir un tel résultat déjà exprimé par STEWARD (1969) en ces termes : « ... over the whole of its range, it is virtually impossible to distinguish any variation. »

TABLEAU II. — Variabilité pondérale et métrique chez *Triturus helveticus helveticus* (Raz.).

Grandeur	Moyenne M	Écart-type	Erreur standard % Sm %
Ps	10,07	3,66	36,35
Pe	7,86	1,56	19,87
$\sqrt[3]{Ps}$	2,13	0,25	11,91
a	32,09	3,96	12,35
b	32,49	4,50	13,84
c	64,24	7,94	12,37

Mêmes conventions que pour le tableau I.

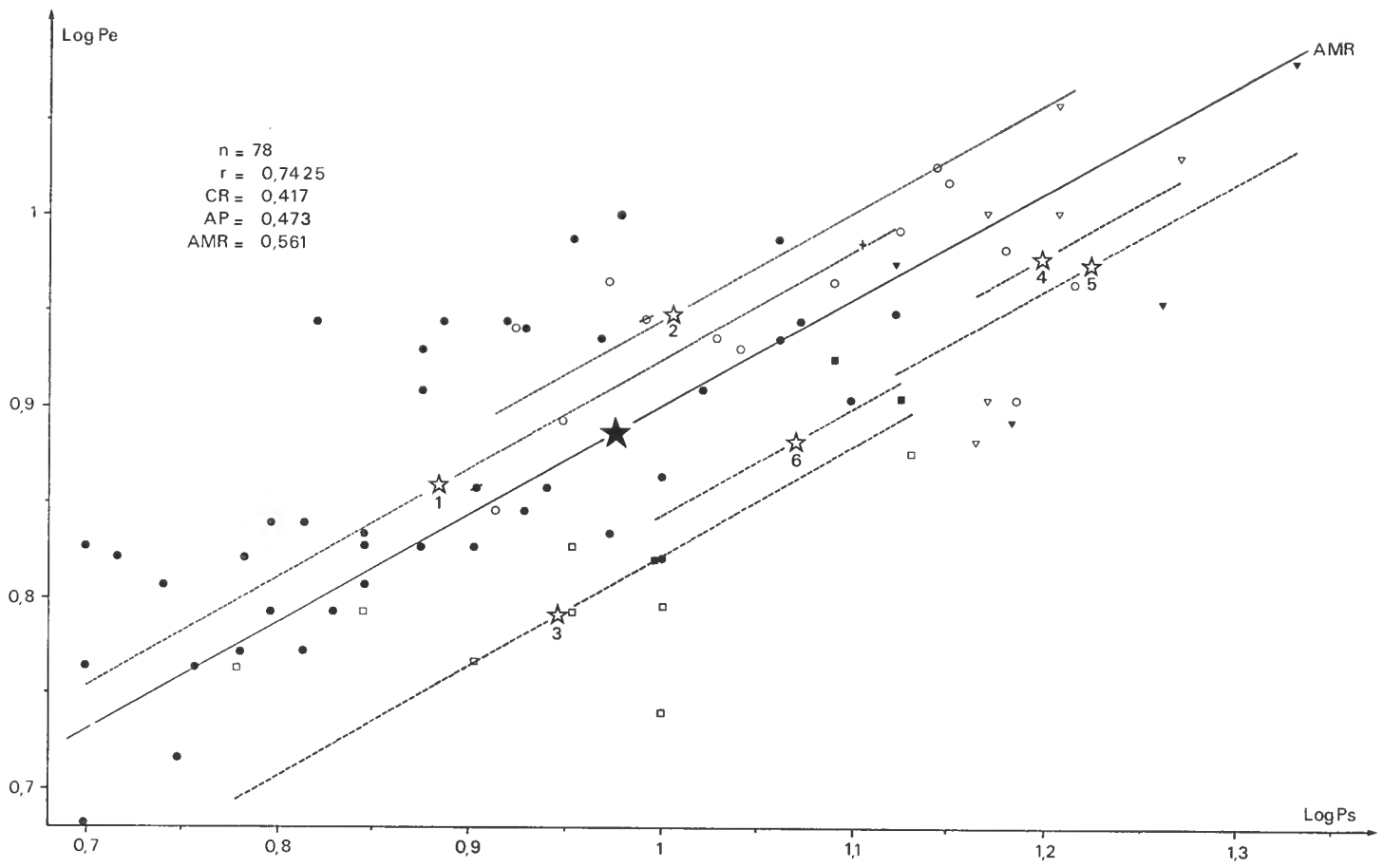
TABLEAU III. — Étude de diverses corrélations chez *Triturus helveticus helveticus* (Raz.).

Relation	Coefficient de corrélation r	Coefficient de régression CR	Axe principal AP	Axe majeur réduit AMR
Pe/Ps	0,7425	0,417	0,473	0,561
$Pe/\sqrt[3]{Ps}$	0,7427	1,251	1,974	1,684
Pe/a	0,6879	1,113	1,963	1,618
Pe/b	0,6187	0,889	1,764	1,437
Pe/c	0,6831	1,102	1,963	1,613
a/Ps	0,8748	0,304	0,311	0,347
b/Ps	0,8556	0,334	0,347	0,391
c/Ps	0,9003	0,313	0,320	0,348

Mêmes conventions que pour le tableau I.

FIG. 3. — Relation pondérale encéphalo-somatique Pc/Ps chez *Triturus helveticus helveticus* (Raz.). Coordonnées logarithmiques. Les logarithmes correspondent aux poids encéphaliques Pe exprimés en milligrammes et aux poids somatiques Ps exprimés en décigrammes. Les centres de gravité sont indiqués par une étoile numérotée de 1 à 6 pour les diverses localités. L'étoile noire correspond au centre de gravité de la distribution où passe l'axe majeur réduit. Les traits tirés représentent, pour chaque localité, les droites parallèles à l'AMR. 1 : Saint-Aignan, ronds noirs ; 2 : Fontainebleau, ronds blancs ; 3 : Sénart, carrés blancs ; 4 : Laharmand, triangles blancs ; 5 : Saint-Liesne, triangles noirs ; 6 : Sancerre, carrés noirs. Pour la localité Lys, l'unique individu est représenté par une croix.

AMR : axe majeur réduit ; AP : axe principal de l'ellipse ; CR : coefficient de régression ; n : effectif ; r : coefficient de corrélation.



RELATION PONDÉRALE ENCÉPHALO-SOMATIQUE Pe/Ps

L'étude de l'ajustement des couples de valeurs $\log Pe - \log Ps$ pour l'ensemble des individus ($n = 78$) fournit les résultats suivants : $r = 0,7425$, $CR = 0,417$, $AP = 0,473$ et $AMR = 0,561$ (tabl. III). Le coefficient de corrélation assez élevé, compte tenu de l'échantillonnage, confirme la prépondérance des caractères subspécifiques sur la variabilité géographique. Des droites parallèles à l'AMR pour l'ensemble des individus ont été tracées à partir du centre de gravité de chaque localité de récolte : leur longueur exprime l'amplitude de la variation du poids somatique des individus et leur écartement de la droite d'ajustement traduit la variation du poids encéphalique des individus (fig. 3). L'effectif assez réduit des individus prélevés dans chaque localité ne permet pas de retenir les valeurs de l'ajustement propres à chacune d'elles ; en revanche, les résultats trouvés pour l'ensemble de l'échantillonnage ($n = 78$) de *Triturus helveticus helveticus* (Raz.) peuvent être retenus pour caractéristiques de la sous-espèce. La valeur $AMR = 0,561$ du Triton palmé est bien plus élevée que celle de la Salamandre, $AMR = 0,480$ (THIREAU, BAUCHOT, PLATEL et RIDET, 1973) et de l'Euprocte, $AMR = 0,406$ (THIREAU, 1973). Nous sommes peut-être en présence d'une valeur limite au sein des Urodèles : la vitesse de croissance relative du poids encéphalique du Triton palmé est rapide.

L'examen par sexe des individus ne fractionne pas leur répartition sur la figure 3. Il semble bien, après ce qui a déjà été dit à propos de la Salamandre (THIREAU, BAUCHOT, PLATEL et RIDET, 1973) et de l'Euprocte (THIREAU, 1973), qu'il n'y ait pas, chez les Urodèles, de répercussion du dimorphisme sexuel au niveau encéphalique. Tous les animaux sont adultes (voir chapitre Matériel et mesures) et nous pouvons retenir pour poids somatique et encéphalique moyens du Triton palmé les valeurs moyennes de l'ensemble de l'échantillonnage, soit $Ps = 10,07$ dg et $Pe = 7,98$ mg, celui-ci étant déduit de la valeur de l'AMR = 0,561.

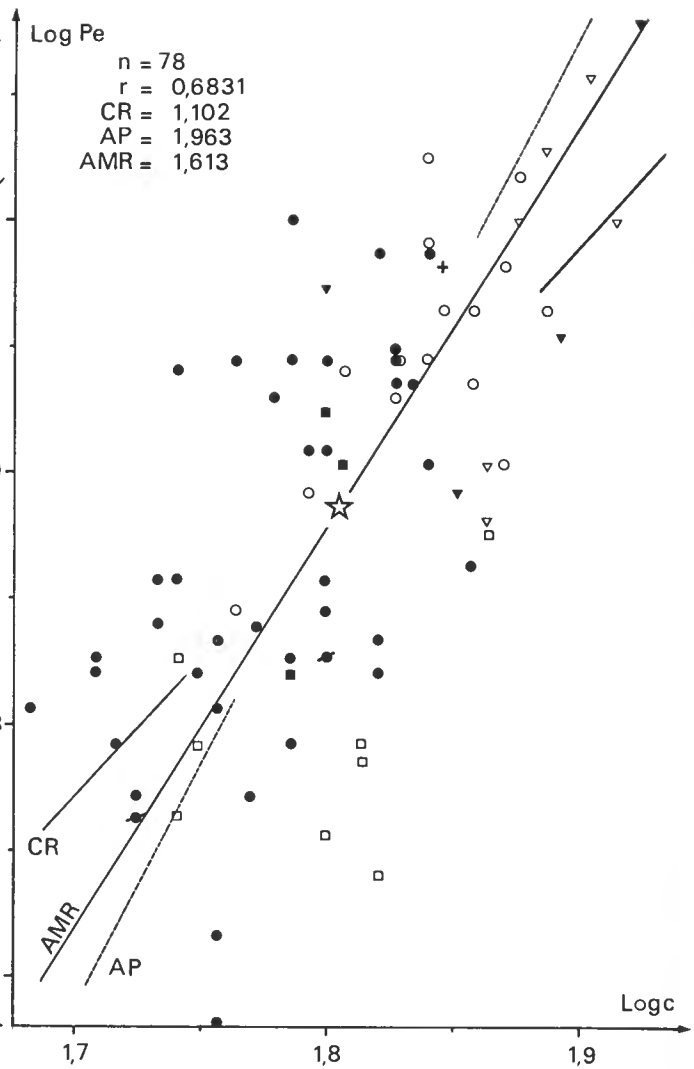
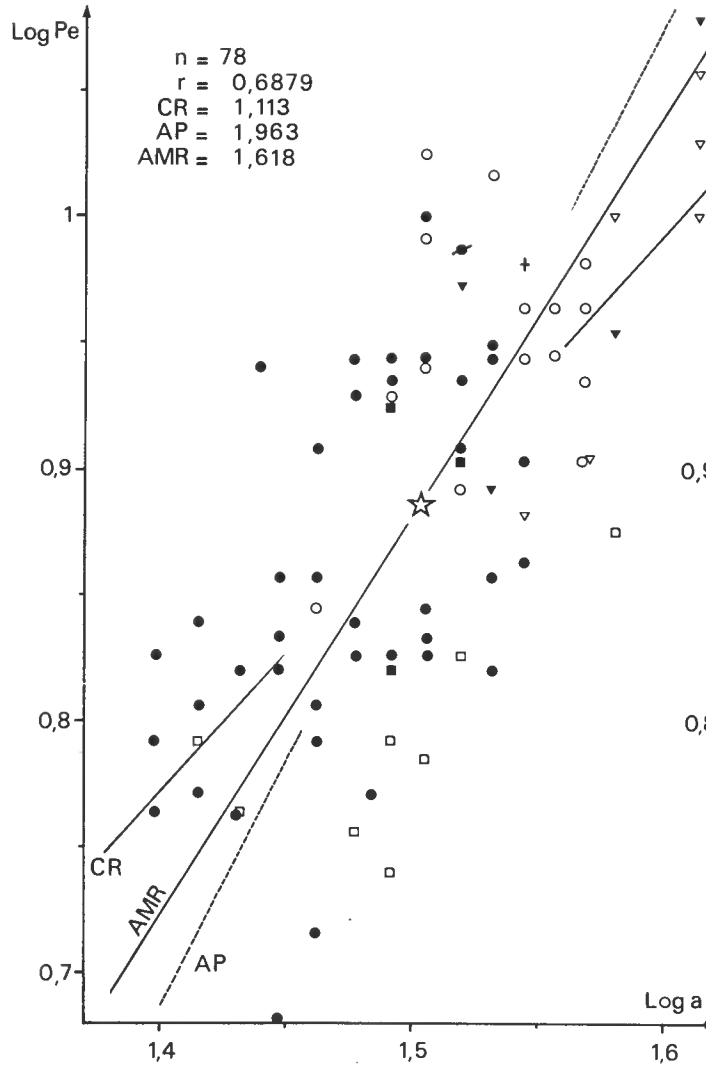
Enfin, l'étude de la relation Pe/Ps permet de mieux apprécier la variabilité qui règne au niveau du poids encéphalique, en éliminant les perturbations qu'introduit la variable concomitante Ps . La valeur de l'ordonnée à l'origine des droites parallèles à $AMR = 0,561$ menées par chacun des points ($\log Pe - \log Ps$) permet de connaître la variabilité vraie du poids encéphalique, soit $Sm \% = 14,25$ ($\overline{Pe} = 2,21$ mg pour Ps ramené à 1 dg), ce qui est inférieur à la variabilité globale du Pe calculée plus haut $Sm \% = 19,87$.

RECHERCHE D'UNE GRANDEUR DE RÉFÉRENCE MÉTRIQUE
POUR DES ÉTUDES DE NEUROANATOMIE QUANTITATIVE
(Tabl. III ; fig. 4)

Parmi les relations du poids encéphalique Pe avec les diverses grandeurs métriques, longueurs museau-cloaque a , de la queue b et totale c , celle qui présente la meilleure corrél-

FIG. 4. — Les relations poids encéphalique/longueur museau-cloaque Pe/a et poids encéphalique/longueur totale Pe/c chez *Triturus helveticus helveticus* (Raz.). Coordonnées logarithmiques. Les logarithmes en ordonnées correspondent aux poids encéphaliques exprimés en milligrammes, les logarithmes en abscisses aux longueurs en millimètres.

Mêmes conventions que pour la figure 3.



lation remplacera au mieux la relation Pe/Ps . Il est difficile d'opérer un choix entre Pe/a , $r = 0,6879$ et Pe/c , $r = 0,6831$; en revanche, il est permis d'éliminer Pe/b puisque $r = 0,6187$. Les diverses pentes obtenues ont une allométrie avoisinant le triple de la relation Pe/Ps .

La liaison $Pe/\sqrt[3]{Ps}$ est satisfaisante à cet égard ($1,684 \neq 0,561 \times 3$). Les longueurs museau-cloaque a et totale c suivent au plus près les variations du poids encéphalique, ce qui a déjà été mis en évidence chez d'autres Urodèles comme la Salamandre (THIREAU, BAUCHOT, PLATEL et RIDET, 1973) et l'Euprocte (THIREAU, 1973). L'étude du Triton palmé confirme par ailleurs le bien fondé du choix du poids somatique comme grandeur de référence puisque pour Pe/Ps , $r = 0,7425$, et pour la meilleure relation métrique (Pe/a), $r = 0,6879$ seulement.

L'étude des relations longueurs/ Ps complète les résultats précédents et tend à donner une préférence à la longueur totale c puisque pour c/Ps , $r = 0,9003$ alors que pour a/Ps , $r = 0,8748$. L'allométrie des diverses relations approche la valeur théorique 0,333.

CONCLUSION

L'étude d'une forme de petite taille, *Triturus helveticus helveticus* (Raz.), à partir de 7 lots d'individus de provenance diverse, montre que la variabilité intraspécifique de cette sous-espèce est du même ordre que celle qui a été trouvée chez la Salamandre ou l'Euprocte ; néanmoins, la variabilité intrinsèque du poids encéphalique est relativement élevée, $Sm \% = 14 \%$, en comparaison de ce qui a été trouvé chez la Salamandre, $Sm \% = 9 \%$, et l'Euprocte, $Sm \% = 7 \%$. Le coefficient d'allométrie de la relation pondérale encéphalo-somatique Pe/Ps a pour valeur 0,561 (AMR), ce qui place le Triton palmé, de ce point de vue, plus près de la Salamandre (AMR = 0,480) que de l'Euprocte (AMR = 0,406). Il se peut d'ailleurs que nous soyons en présence d'une valeur limite (chez les Urodèles) de la vitesse de croissance relative du poids encéphalique. Il conviendrait de faire une étude du même type sur des espèces appartenant à des familles autres que les Salamandridés (Hynobiidés ou Pléthodontidés) afin d'établir une valeur moyenne du coefficient d'allométrie de la relation pondérale encéphalo-somatique, propre aux Urodèles. Actuellement, ce coefficient présente une certaine variabilité au sein des Salamandridés, considérant les valeurs trouvées chez la Salamandre, l'Euprocte des Pyrénées et le Triton palmé. Il semble se confirmer que, chez les Urodèles, le poids somatique d'une espèce soit la meilleure grandeur de référence pour l'étude des corrélations de son poids encéphalique (en dehors des conditions particulières où le poids somatique est trop modifié : reproduction, captivité...). Ce résultat est satisfaisant car la meilleure grandeur de référence quantitative d'un groupe de Vertébrés à un autre est probablement le poids somatique en raison de son indépendance relative avec la morphologie. Cette étude du Triton palmé a permis également de définir un poids somatique et un poids encéphalique moyens caractéristiques de l'adulte, dont nous servirons dans une prochaine étude interspécifique.

Remerciements

Nous remercions bien vivement M. le Pr R. BAUCHOT qui a eu l'obligeance de relire notre manuscrit ; nous remercions aussi nos collègues MM. F. d'AUBENTON et J. SPILLMANN qui nous ont aimablement fourni des animaux.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- STEWART, J., 1969. — The tailed Amphibians of Europe. David & Charles, Newton, 180 p.
- THIREAU, M. 1973. — L'encéphale de l'Euprocte des Pyrénées, *Euproctus asper* (Dugès, 1852) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). La relation encéphalo-somatique et le dimorphisme sexuel. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 188, Zool 127 : 1497-1513.
- THIREAU, M., R. BAUCHOT, R. PLATEL et J.-M. RIDET, 1973. — L'encéphale de *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber, 1912 (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 106, Zool. 80 : 49-65.

Manuscrit déposé le 22 février 1973.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n° 199, nov.-déc. 1973,
Zoologie 131 : 1621-1631.

Achévé d'imprimer le 15 Juin 1974.